甘蓝和白菜上桃蚜种群的空间格局及其时序动态*

刘树生 汪信庚 吴晓晶 施祖华

(浙江农业大学植保系 杭州 310029)

摘要 1990～1992年在杭州郊区菜区连续调查了10茬结球甘蓝、19茬白菜上桃蚜 *Myzus persicae* 种群的分布图式。利用这些数据计算出多项空间聚集指标，分析了各项指标与密度的相关性，然后选择受密度影响较小的负二项分布的 K 值，描述了种群的空间格局及其时序动态。两类蔬菜上桃蚜种群全年呈聚集分布；但聚集强度变化有明显的季节规律。一年中5月和11月前后有两个明显的扩散高峰；在蚜虫迁离本田的6～7月和重新迁入本田的9～10月前后则有两个聚集高峰。在一季作物上的聚集强度随时间的变化过程因季节而异，春夏季为高→低→高，秋冬季从高往低呈持续下降，而冬春季则呈上下随机波动趋势，文中最后对桃蚜种群空间图式及其时序动态特征的成因，尤其是气温和植株营养条件变化的影响进行了讨论。

关键词 桃蚜，种群空间动态，负二项分布 K 值，时序动态

种群的空间格局是种群有效地利用资源的一个重要生态特征，反映了种群栖息生境的行为习性和环境异质的迭加影响。研究种群的空间格局及其时序动态，一方面可了解种群对环境变化所表现出的适应性行为；另一方面为建立田间种群的抽样模型提供基础。

桃蚜 *Myzus persicae* 不仅是十字花科蔬菜的重要害虫，还是茄科、葫芦科、藜科等数百种植物的害虫。有关桃蚜种群在十字花科蔬菜上的空间格局及其时序动态，国内外尚缺乏系统的报道。我们根据近三年对杭州郊区两类主要十字花科蔬菜上的菜蚜种群系统调查数据，首先进行种群空间格局的有关测定指标的比较分析，然后选择受种群密度影响较少的聚集指标来分析桃蚜种群的空间格局及其时序变化，以加深对桃蚜种群动态的全面了解，并为建立十字花科蔬菜上桃蚜种群的田间抽样模型奠定基础。

1 田间调查及统计分析

1.1 田间调查

1990年6月至1992年12月在杭州郊区菜地上连续分批种植10茬结球甘蓝 *Brassica*

* 霍英东教育基金会青年教师基金项目和国家自然科学基金38900038项目的部分内容
1994-06-20收稿，1995-03-15收修改稿

oleracea var. capitata L.、19 茬白菜 *B. campestris ssp. chinensis* L.。每茬菜的种植面积 70 ~ 130m² 不等，整个生长期不施化学杀虫剂。但在菜青虫 *Pieris rapae* L. 和小菜蛾 *Plutella xylostella* L. 等大发生时，喷青虫菌或用手捕捉。除治虫措施外，其它管理措施与大田的一致。

田间调查采用平行样行式或随机取样，每次调查的样本大小视蔬菜生长期及田间虫量而异，一般每块甘蓝地取 40 株，白菜地取 60 株，分别计数各种菜蚜的数量。每批菜自出苗或移栽时起一直调查到外部叶片枯黄时止，调查间隔在 4 ~ 11 月为 5 ~ 7 d，1 ~ 3 月和 12 月为 10 ~ 15 d。

1.2　数据及其统计指标

以一茬菜内样本为一组数据，分别统计各茬菜上不同时期的平均每株虫量 $\overline{X}$ 及样本方差 S^2，然后分别计算扩散系数 C ($C=S^2/\overline{X}$)、平均拥挤度 M^* ($M^*=\overline{X}+S^2/\overline{X}-1$)、聚块性指标 $M^*/\overline{X}$ 及负二项分布 K 值（$K=\overline{X}^2/(S^2-\overline{X})$）。以 1991 年春夏季的一茬甘蓝上的调查结果为例，数据及其统计指标见表 1。

表 1　1990 年一茬甘蓝上桃蚜调查数据的样本统计量及有关参数

抽样日期（月 · 日）	$\overline{X}$	S^2	C	M^*	$M^*/\overline{X}$	K
4.12	0.54	4.08	7.56	7.10	13.14	0.08
4.19	2.30	10.56	4.59	5.89	2.56	0.64
4.26	14.70	211.99	14.34	28.12	1.90	1.11
5.4	44.93	802.02	17.85	61.78	1.38	2.67
5.10	124.20	3989.19	32.12	155.32	1.25	3.99
5.17	186.87	8071.23	43.19	229.06	1.23	4.43
5.24	398.83	46483.37	116.55	514.38	1.29	3.45
5.31	475.17	84175.42	177.15	651.32	1.37	2.70
6.7	191.33	8370.42	43.75	234.08	1.22	4.48
6.14	70.87	1507.77	21.28	91.15	1.29	3.50
6.21	10.61	177.69	16.75	26.36	2.48	0.67
6.26	9.19	150.31	16.36	24.55	2.67	0.60
7.1	7.57	82.99	10.96	17.53	2.32	0.76
7.6	2.63	13.47	5.12	6.75	2.57	0.64
7.12	1.87	7.84	4.19	5.06	2.71	0.59

连续三年 10 茬甘蓝和 19 茬白菜上桃蚜的数量消长表明，每年 4 ~ 5 月和 11 ~ 12 月有两个明显的发生高峰，1 ~ 3 月、6 月及 10 月数量较低，7 ~ 9 月则数量极低或基本绝迹。这与刘树生等[1] 报道的基本一致。对于部分数量极低的调查数据，不用于空间格局分析；另外对调查次数不足 5 次的几茬蔬菜上的统计指标，也不进行与密度关系的回归分析，以减少随机误差。这样共有 20 组数据参与分析。

1.3 空间格局及其时序动态的分析方法

在空间格局研究中，常罗列多种聚集指标进行分析[2,3]，而实际上有些指标的统计性质是一致的[4,5]。本文选择四个统计性质不同的指标进行基本分析。考虑到其中有些指标是受密度制约的[6,7]，故对20组数据都进行了这些指标与密度关系的回归分析，另外还运用Taylor幂法则对变异与密度关系进行了回归分析，结果见表2。通过四个聚集指标的综合比较，本文选择受密度影响较少的 K 值作为聚集指标用于分析。并通过简单的图形法，描述各茬蔬菜上 K 值随时间的变化，然后综合全年的数据，分析种群空间图式在不同季节各茬蔬菜上的变化规律。

2 结果

2.1 桃蚜种群的基本空间格局

分别综合各茬甘蓝和白菜上的调查数据，共获得了甘蓝上111个样本数据，白菜上121个样本数据。甘蓝上种群的平均每株密度范围为0.04～650头，白菜上为0.09～425头。根据原始数据，按照 $D=\sqrt{S^2/n}/\overline{X}$（式中 n 为样方数）算得相对抽样精度 D。结果表明，在甘蓝上 D 值的平均数和标准误为 0.1738 ± 0.0147，白菜上相应为 0.1369 ± 0.0111；所有数据的 D 平均值为0.1531。因此，这些样本数据在精度上已达到用来分析空间格局和发展抽样模型的要求[8]。

各茬甘蓝上菜蚜所有样本的 K 值均大于0，其范围为0.04～4.86，白菜上 K 值范围为0.02～3.64。综合所有数据，用Taylor幂法则进行拟合，结果为：

甘蓝： $S^2=6.3211\overline{X}^{1.4522}$ $(n=111,\ r^2=0.9361)$

白菜： $S^2=5.8495\overline{X}^{1.50061}$ $(n=121,\ r^2=0.9312)$

以上两个式子中 a 均显著地大于0($P<0.001$)，b 均显著地大于1($P<0.001$)。两类分析结果一致表明，尽管甘蓝田和白菜田生境条件存在差异，但桃蚜种群在两类蔬菜上均呈聚集分布。且在两类作物上的聚集度系数（即 $S^2-\overline{X}$ 方程中的 b 值）无显著差异($P>0.4$)。

2.2 甘蓝上桃蚜种群的 K 值时序动态

图1为7茬甘蓝上菜蚜种群的 K 值时序动态。在这三年中年间变化趋势基本一致。一年中，除夏秋季（7～9月）这茬甘蓝上没有桃蚜外，其余的3茬甘蓝从移栽到包心后期，K 值时序动态各有明显特征。按甘蓝的种植期，K 值时序变化可分为3个时期，每个时期均跨越两个季节，依次为春夏季（3～7月）、秋冬季（9～12月）及冬春季(12月至次年4月)。

春夏季 K 值时序变化总趋势是呈低→高→低（见第3、6茬），即种群表现为聚集→扩散→聚集的趋势。这两茬甘蓝均在开春后移栽，植株生长快，从4月至6月的气温条件也较适合于桃蚜种群的增长[1]，因此种群迁入后迅速增殖与扩散，在5月份形成了全年第一个扩散高峰。进入5月份以后，甘蓝开始包心，这时桃蚜主要集中在外围

图1　1990～1992年甘蓝上桃蚜种群聚集度 K 值的时序动态（图中数字示茬次编号）

叶片上取食[9]，并随着气温的升高，营养和气温条件愈来愈不利，种群迅速呈聚集状态，并陆续迁离本田。秋冬季 K 值一直呈上升趋势，在9～10月上升较慢，至11月份迅速上升（见第1、4、7茬），即种群表现为高度聚集→缓慢扩散→迅速扩散的趋势。这三茬甘蓝从移栽至包心后期，气温条件对桃蚜都是比较有利的[1]。在甘蓝包心后期，由于气温较低，植株衰老慢，相对营养条件也较好。因此随着生存空间扩张，种群一直呈扩散趋势，直至包心后期形成全年第二个扩散高峰。冬春季 K 值总的变化趋势是上下波动（见第2、5茬）。这个季节气温低，植株生长慢且营养条件好，但种群密度一直较低。

2.3　白菜上桃蚜种群的 K 值时序动态

白菜桃蚜种群的 K 值季节变化规律与甘蓝上基本一致。以1991～1992年这几茬白

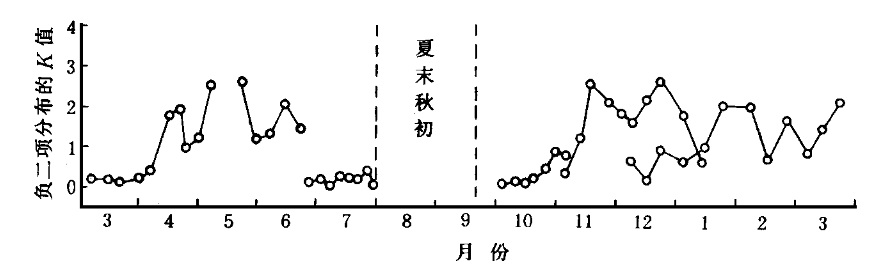


图2　1990年7月～1992年12月白菜上菜蚜种群聚集度 K 值的时序动态（图中数字示茬次编号）

菜为例（见图2），一年中也有两个明显的扩散高峰，分别出现在5月和11月左右，3个时期的K值时序变化与甘蓝上的相似。但由于白菜生长期短，因此各个季节的聚集和扩散规律不如甘蓝上明显。

3 讨论

3.1 关于聚集指标的选择和空间格局的分析

对于典型的$r-$对策昆虫，应用频次分布测定其空间图式是行不通的，通常都采用聚集度指标进行测定。在常用的这些指标中，根据桃蚜数据的测定结果，一类是与密度相关的（如C、M^*），另一类是与密度基本无关的（如K、$M^*/\overline{X}$)(见表2)，而且每一类中都有统计性质完全一致的指标，如C和丛生指标$I(I=C-1)$，聚集性指标C_A和$K(K=1/C_A)$。显然，不加选择而罗列众多指标进行测定是没有必要的。其次，在分析时间序列上的聚集度变化时，必须选择与密度无关的指标，才能把统计因素与生物学因素较好地区分开来；因此，在分析中选择K和$M^*/\overline{X}$这两个密度独立的指标更有利于反映种性因素的作用，而C不宜作为聚集指标，M^*本身也难以反映种性因素的作用。故本文通过综合分析后选择K值用于分析。然而，作为发展田间抽样模型的基础，则需要拟合$S^2-\overline{X}$间关系的模型，且该模型应能描述各种生境中的抽样数据。由于K值极不稳定，应用于抽样模型有明显弊端，常有不少争论[7~9]。从表2可见，Taylor幂法则达到上述要求。

表2 有关聚集指标值与密度间的相关系数的F值检验

线性回归关系	F值的频次分布		
	$F<F_\alpha$ 0.05	F_α 0.05$<F<F_\alpha$ 0.01*	$F>F_\alpha$ 0.01**
$\ln(S^2)\sim\ln(\overline{X})$	0	1	19
$M^*\sim\overline{X}$	3	1	16
$C\sim\overline{X}$	8	1	11
$K\sim\ln(\overline{X})$	14	4	2
$M^*/\overline{X}\sim\overline{X}$	18	1	1

*：显著相关（$P<0.05$）；**：极显著相关（$P<0.01$）

利用聚集指标或回归分析法来研究种群的空间格局时，由于都失去了空间位置的完整信息，并非真正的空间分析[5,12]，所以解释时必须注意到这些指标的局限性。尤其是一些指标是密度相关的，其能反映的空间格局的信息更是受到限制。例如，当$a>0$和$b>1$时（多数$r-$对策昆虫常满足这个条件），理论上不难证明M^*和C均与$\overline{X}$呈显著的正相关（$C=a\overline{X}^b-1$，$M^*=\overline{X}+C-1$），故当种群密度变化时，M^*则会成比例地变化，也就难以反映出聚集度的变化[13]；再如，当$1<b<2$，$a>\overline{X}^{1-b}$时，随着$\overline{X}$增大，C也增大，而$M^*/\overline{X}$则减少（$M^*/\overline{X}=1-1/\overline{X}+a\overline{X}^{b-2}$），显然$C$与$M^*/\overline{X}$又是矛盾的，说明两个指标中至少有一个是不完备的[6]。从本文的分析看，C作为聚集指标是不合适的。

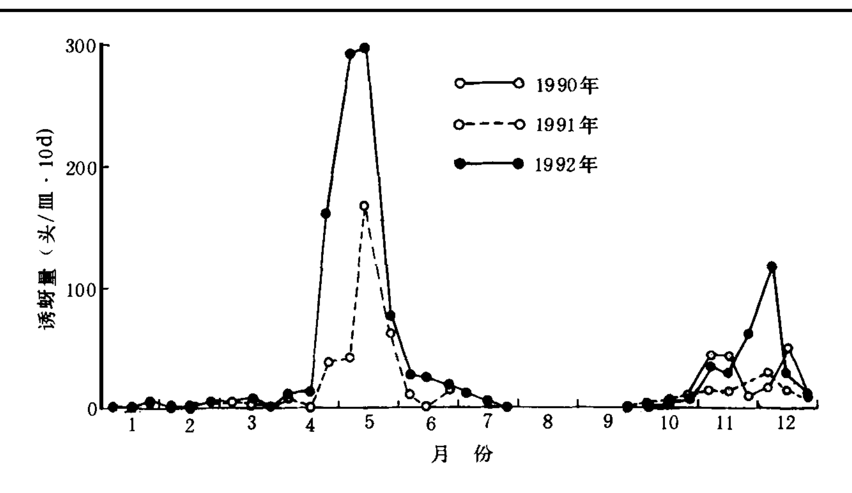


图3　1990年7月～1992年12月杭州市郊蔬菜种植区内黄皿（30 cm×30 cm）诱集的桃蚜有翅型成虫数量消长

3.2　桃蚜种群空间格局的时序动态特征

综上所述，在杭州郊区，桃蚜在两类十字花科蔬菜上的种群终年呈聚集分布，但聚集强度的变化有明显的季节规律。在每年的5月和11月前后是两个扩散高峰，且与田间黄盘诱蚜记录所示的迁移高峰期吻合（见图3）。在迁离本田的6至7月和重新迁入本月的9至10月有两个聚集高峰。桃蚜种群的这种空间格局及其时序动态特征，一方面与其自身具有繁殖快、迁移性强的行为特性有关，另一方面亦受环境条件变化的影响。从外界因子的影响来看，气温和营养条件的变化似与其种群的K值时序动态相关较密切。气温和植株营养条件两因子在春夏季是从较有利→有利→不利的方向变化，秋冬季两因子从不利逐渐向有利的方向变化，而冬春季则植株营养条件一直较好，气温条件则经过从较有利→不利→较有利的变化过程。可以看出，在气温和营养条件都较有利的情况下，桃蚜种群均表现为扩散趋势，如每年的两个扩散高峰，而当两因子都不利时，桃蚜种群均表现为聚集趋势，这种高度聚集行为与蚜虫的迁飞行为有关。

了解桃蚜种群的这种聚集与扩散特点，对于制订防治措施和预测菜蚜的发生都有一定的意义，如桃蚜在扩散高峰之前的“点片阶段”是防治其传病和预防大发生的有利时期。另外，桃蚜种群在环境条件变化时所表现的空间行为也较好地反映了种群适应环境的自我调节能力。

参 考 文 献

1 刘树生，马 群，李志强等. 杭州郊区菜蚜数量的季节性消长规律. 浙江农业大学学报，1993，**19**(1)：47～52

2 郭中华，金瑞华，黄可训. 山楂叶螨在苹果树上的空间格局时空动态及应用的初步研究. 植物保护学报，1989，**16**(3)：156～158

3 张庆国，李桂亭，徐 丽. 山楂叶螨种群空间格局及其应用研究. I 成螨在苹果树上的三维空间格局. 应用生态学报，1993，**4**(4)：399～403

4 沈佐锐，管致和. 菜蚜种群空间动态的分析. 生物数学学报，**1**(1)：9～15

5 徐汝梅. 种群数量的时空动态——对温室白粉虱的系统探讨. 北京：北京师范大学出版社，1990

6 Myers J H. Selecting a measure of dispersion. Environ. Entomol., 1978, **7**: 619～621

7 Taylor L R. Assessing and interpreting the spatial distribution of insect populations. 1978, Ann. Rev. Entomol., **29**: 325～357

8 Southwood T R E. Ecological methods. 2nd edition, Chapman and Hall, London. 1978

9 吴晓晶，刘树生，汪信庚. 秋冬季节菜蚜在青菜和甘蓝不同叶位上的分布动态. 浙江农业大学学报，1994，**20**(1)：29～32

10 Kuno E. Sampling and analysis of insect populations. Ann. Rev. Entomol., 1991, **36**: 285～304

11 Binns M R, Nyrop J P. Sampling insect populations for the purpose of IPM decision making. Ann. Rev. Entomol., 1992, **37**: 427～453

12 Liebhold A M, Rossi R E, Kemp W P. Geostatistics and geographic information system in applied insect ecology. Ann. Rev. Entomol., 1993, **38**: 303～327

13 孙建中，杜正文. 二化螟幼虫的田间分布. 昆虫学报，1991，**34** (2) 303～309

SPATIAL PATTERN AND ITS TIME SERIES DYNAMICS IN THE POPULATION OF *MYZUS PERSICAE* ON TWO *BRASSICA* spp.

Liu Shusheng　Wang Xingeng　Wu Xiaojing　Shi Zuhua

(*Department of Plant Protection, Zhejiang Agricultural University Hangzhou* 310029)

Abstract Systematic sampling of *Myzus persicae* on crucifer vegetables (*Brassica* spp.) was carried out during 1990 ~ 1992 to study its spatial pattern on the crops. From the sampling data, values of each of four different dispersion (or aggregation) indices were calculated. and their correlations with mean densities were evaluated. The value of *K* of negative binomial distribution was shown to be poorly correlated with densities, and thus it was chosen to describe the spatial pattern and its time series dynamics in the aphid population. The results revealed that the population was aggregated throughout the year on all crops examined. However, the intensity of aggregation changed seasonally. Each year, there were two obvious peaks of dispersal, around May and November respectively; likewise, there were two aggregated peaks, the first one during June to July when aphids emigrated from the fields, and the second one during September to October when aphids immigrated into the fields. The change pattern of aggregation intensity throughout the growth of a crop differed between seasons. From spring to summer, the population changed from highly aggregated to loosely aggregated and then to highly aggregated again. From autumn to winter, the population changed gradually from highly aggregated to loosely aggregated, and from winter to spring, the intensity of aggregation seemed to fluctuate randomly. Factors which could be correlated to the spatial pattern and its dynamics in the aphid population, especially the possible influence of temperature and plant nutrition, are discussed.

Key words *Myzus persicae*, population spatial dynamics, *K* of negative binomial, time series dynamics